

# RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK

Haringkade 1 - Postbus 68 - 1970 AB IJmuiden - Tel.: +31 2550 64646

**Afdeling:** Demersale Zeevisserij

**Rapport:** DEMVIS 91-02  
Mortaliteit bij de garnaal,  
*Crangon crangon* (L.)

**Auteur(s):** R.J. Knijn

**Project:** 30.015  
**Projectleider:** R. Boddeke  
**Datum van verschijnen:** januari 1991

## Inhoud:

### Samenvatting/Summary

- 1 Inleiding
  - 2 Materiaal en methoden
    - 2.1 Zomer- en wintereieren
    - 2.2 Dichtheden
    - 2.3 Perioden
  - 3 Resultaten
    - 3.1 Zomer- en wintereieren
    - 3.2 Ontwikkelingsduur van de eieren
    - 3.3 Dichtheden
    - 3.4 Mortaliteit in november-april en in mei-augustus
    - 3.5 Mortaliteit in november-april en het aantal adulten in september-oktober
  - 4 Discussie
    - 4.1 De gebruikte methode
    - 4.2 Karakter van de mortaliteit
    - 4.3 Predatoren
    - 4.4 Populatie-dynamiek van adulte *C. crangon*
  - 5 Conclusies
  - 6 Literatuur
- Tabellen  
Figuren  
Bijlagen



## Samenvatting

Om mortaliteit van adulte garnaal (*Crangon crangon*) te schatten is gebruik gemaakt van het feit dat de wijfjes van deze soort hun eieren gedurende de incubatie aan de buikzijde met zich meedragen, zodat het lot van de eieren dan gekoppeld is aan dat van de wijfjes. Hierdoor is het mogelijk de afname van het aantal eieren tijdens het rijpingsproces te gebruiken als een maat voor de mortaliteit van adulte *Crangon*-wijfjes.

Voor de jaren 1985-1990 bedroeg de gemiddelde mortaliteit in de periode november-april en mei-augustus respectievelijk 75% en 50%. De hogere mortaliteit tijdens de eerstgenoemde periode werd waarschijnlijk veroorzaakt door een groter aantal predatoren.

Er kon geen relatie worden aangetoond tussen mortaliteit onder adulte *C. crangon* gedurende november-april en het aantal adulten in september-oktober, hetgeen de hypothese van Redant (1980) staakt. Volgens deze hypothese wordt de grootte van de garnalenpopulatie vooral bepaald door mortaliteit van *C. crangon* tijdens het larvale en juveniele stadium.

## Summary

Berried females of the brown shrimp (*Crangon crangon*) carry their eggs at the ventral side of their body till the moment of hatching. By this breeding care, the fate of eggs and female are coupled during the period of incubation. Therefore, the decrease of the number of eggs during the incubation, can be used as an estimate of the mortality of adult female shrimps.

For the years 1985-1990, average mortality during November-April and May-August was estimated to be 75% and 50% respectively. Higher mortality during the former period was probably due to a higher level of predation.

No relation between mortality of adults in November-April and the density of adults in September-October of the following year could be demonstrated, which is in line with the opinion of Redant (1980). This author states that the adult shrimp stock is determined by survival during the larval and juvenile stadium.



# Mortaliteit bij de garnaal, *Crangon crangon* (L.)

## 1 Inleiding

Wanneer men inzicht wil krijgen in de dynamiek van een populatie is het noodzakelijk grootheden als groei, rekrutering en mortaliteit te kwantificeren. Mortaliteit bij *Crangon crangon*, de soort waarop de garnalenvisserij langs de Deense, Duitse, Nederlandse en Belgische kust is gericht, is onderzocht door onder andere Redant (1980), Kuipers & Dapper (1981) en Tiews & Schumacher (1982). De door deze auteurs gemaakte schattingen van mortaliteit bij *C. crangon* zijn indirect van aard. Dit wil zeggen dat men niet is uitgegaan van het aantal garnalen dat is verdwenen, maar van het aantal aanwezige predatoren en de grootte van de visserij-inspanning. Een poging om mortaliteit op een directe manier te berekenen is gedaan door Boddeke & Becker (1979). Zij vonden een zeer constante ratio tussen het aantal rijpe eieren en het aantal adulten (garnalen groter dan 50mm, meestal wijfjes) vier maanden later. Op basis van deze ratio berekenden zij dat er van januari tot september gemiddeld 400 rijpe eieren nodig zijn om vier à vijf maanden later één garnaal groter dan 52mm te produceren.

Om via een directe schatting de totale mortaliteit van alleen adulte *C. crangon* te berekenen, is het noodzakelijk een cohort garnalen in de tijd te volgen. Dit lijkt in eerste instantie onmogelijk, omdat er -als gevolg van de lange paaiperiode- het gehele jaar door garnalen van alle lengteklassen voorkomen en deze niet op een eenvoudige, snelle manier te herkennen zijn (Boddeke 1966 en 1975, Kuipers & Dapper 1981).

In dit onderzoek is gebruik gemaakt van het feit dat wijfjes van *C. crangon*, net als wijfjes van andere soorten uit de onderorde Caridea (kleine garnalen), de eieren gedurende de incubatie aan de buikzijde meedragen. Bij *C. crangon* dienen de endopodieten van de pleopoden (roeipoten) daarvoor als substraat. Tijdens de incubatie is het lot van de eieren dus gekoppeld aan dat van de wijfjes. Bij lengtetoeename tussen twee verschalingen (door oprekking) verandert het aantal eieren niet; verschalen doet een eidragende garnaal pas na het uitkomen van de eieren. Rijpe en niet-rijpe eieren (respectievelijk stadium III/IV en stadium I van Havinga 1930) zijn het hele jaar door op eenvoudige wijze te herkennen, waardoor het mogelijk is de afname van het totale aantal eieren gedurende het rijpijngsproces te gebruiken als een maat voor de mortaliteit van adulte *Crangon*-wijfjes. Tenslotte is gepoogd de gevonden mortaliteitswaarden te relateren aan: 1. de aanwezigheid van enkele belangrijke predatoren; 2. het aantal garnalen in het najaar.

## 2 Materiaal en methoden

### 2.1 Zomer- en wintereieren

Havinga (1930) ontdekte dat er bij *C. crangon* sprake is van twee type eieren: grotere "wintereieren" ( $\phi \geq 0.43\text{mm}$ ) en kleinere "zomereieren" ( $\phi \geq 0.37\text{mm}$ ). Boddeke (1982) bewees in navolging van dit onderzoek dat het aantal eieren dat een garnaal van een bepaalde lengte produceert, strikt gerelateerd is aan het volume van die eieren. De laatstgenoemde auteur berekende ook regressievergelijkingen voor de relatie tussen de lengte van een *Crangon*-wijfje en het aantal rijpe eieren dat zij in de zomer of in de winter met zich mee kan dragen. In april werden door Boddeke zowel wijfjes met rijpe zomer- als wijfjes met rijpe wintereieren aangetroffen. De rijpe eieren die de wijfjes in oktober en november met zich meedroegen, waren waarschijnlijk zomereieren, maar het aantal per dier was minder dan normaal, omdat het sperma waarmee deze eieren bevrucht werden in een beperkende hoeveelheid aanwezig was of een mindere kwaliteit had. De wijfjes moeten dit sperma reeds sinds enige tijd vóór de bevruchting in hun uteri bij zich gedragen hebben, aangezien er als gevolg van een geslachtswisseling rond de bevruchtingperiode geen sexueel actieve mannetjes aanwezig zijn (Bosschietier 1979).

Berekening van het aantal niet-rijpe eieren is in eerste instantie onmogelijk, omdat niet bekend is of dit winter-, danwel zomereieren zijn. Wanneer echter aangenomen wordt dat gedurende de incubatie geen verlies van eieren optreedt (Boddeke en Molenaar, persoonlijke mededeling), is het geoorloofd het aantal niet-rijpe eieren van een garnaal te vergelijken met het aantal rijpe eieren, dat het dier volgens de regressievergelijkingen zou moeten dragen. Helaas waren tellingen van het aantal niet-rijpe eieren per garnaal in onvoldoende mate beschikbaar, zodat onzekerheid bleef bestaan over de status van de niet-rijpe eieren.

Besloten is om het probleem op een andere manier op te lossen. Als bekend is hoelang de ontwikkeling van niet-rijp tot rijp ei geduurd heeft, is het mogelijk de status van de niet-rijpe eieren door terugrekening te achterhalen: een rijp winterei moet ontstaan zijn uit een niet-rijp winterei; een rijp zomerei uit een niet-rijp zomerei. Aan de hand van door Havinga (1930) gemaakte schattingen van de ontwikkelingsduur en de gemiddelde maandtemperatuur van het oppervlaktewater in de haven van Den Helder van 1861 tot 1980 (RWS/Gerrit v.d. Kamp, RIVO) is de ontwikkelingsduur van de eieren voor het gehele jaar berekend. Bij deze berekening is gebruik gemaakt van een (voor dit onderzoek vereenvoudigde) formule, die Blaxter (1956) gebruikte om de ontwikkelingsduur van haringeieren te berekenen. Uitgangspunt hierbij is dat de ontwikkelingsduur omgekeerd evenredig is aan de temperatuur.

### 2.2 Dichtheden

Voor de jaren 1985-1990 zijn dichtheden van adulten ( $\geq 50\text{mm}^1$ ) en eieren (rijp en niet-rijp) per maand per visdag berekend conform Boddeke (1982). Bij deze dichtheden wordt gesproken van zogenaamde garnalenjaren. Een garnalenjaar loopt van november tot oktober, omdat de eiproductie omstreeks oktober bijna geheel stilvalt. Deze stilval is het enige rustpunt in de reproductieve cyclus van de garnaal, die na november weer aanvangt. Het hele verdere jaar door worden rijpe en niet-rijpe eieren aangetroffen. De indeling naar gebied vindt zijn oorsprong in een analyse van de vangst per visdag per aanvoerhaven (figuur 1).

---

<sup>1</sup> Dit zijn consumptie-garnalen. Het merendeel daarvan is van het vrouwelijke geslacht (zie bijvoorbeeld Boddeke 1989).

## 2.3 Perioden

Voor een nadere analyse is het garnalenjaar opgedeeld in twee perioden: november-april en mei-augustus. De waarden van april en mei zijn gemiddeld; bij augustus is de helft van het aantal rijpe eieren in september opgeteld. Deze indeling is gebaseerd op de berekende ontwikkelingsduur van de eieren; gesteld wordt dat de ontwikkeling van niet-rijp tot rijp ei zich helemaal binnen een periode afspeelt. Per definitie zijn er, wanneer er geen mortaliteit zou zijn, evenveel niet-rijpe als rijpe eieren. Door binnen een periode de totale aantallen rijpe en niet-rijpe eieren door elkaar te delen, ontstaat een maat voor de mortaliteit onder de volwassen garnalen. Om de mortaliteit gedurende november-april te kunnen vergelijken met die tijdens mei-augustus, is het aantal rijpe eieren tijdens de eerstgenoemde periode vermenigvuldigd met een factor 1.33 (quotient van de duur van beide perioden), dit om het langer blootstaan aan mortaliteit-verhogende factoren te compenseren.

## 3 Resultaten

### 3.1 Zomer- en wintereieren

Uit vergelijking van het aantal niet-rijpe eieren per lengte met de regressievergelijkingen berekend voor rijpe eieren, blijkt dat vanaf eind januari zomereieren worden geproduceerd (figuur 2a,b).

### 3.2 Ontwikkelingsduur van de eieren

De ontwikkelingsduur van de eieren bedraagt ongeveer 1 maand in de periode mei-oktober en 3 à 4 maanden gedurende de winter (figuur 3, berekening bijlage I). In de maanden januari tot en met april vindt menging plaats van niet-rijpe winter- en zomereieren (dit gebeurt bij de rijpe eieren alleen in de maand april). Bij de berekening van het aantal niet-rijpe eieren is aangenomen dat in deze maanden de verhouding zomer-wintereieren identiek is aan die voor rijpe eieren in april. De berekende ontwikkelingstijden komen overeen met de bevindingen van Redant (1978) en het aantal eieren per garnaal, zoals weergegeven in figuren 2a en 2b.

De geanalyseerde jaren zijn gekarakteriseerd door drie extreem koude winters ('84-'85, '85-'86, '86-'87) en drie extreem warme winters ('87-'88, '88-'89, '89-'90). De ontwikkelingsduur in het voorjaar blijkt dan ook tijdens de zachte winters één maand korter- en tijdens de strenge winters één maand langer dan gemiddeld (jaren 1861-1981) te zijn. Hoewel de ontwikkelingsduur tijdens de onderzochte periode dus ongeveer twee maanden kan verschillen, is gedurende het verdere onderzoek toch uitgegaan van de gemiddelde ontwikkelingsduur.

### 3.3 Dichtheden

In figuur 4 is het verloop in dichtheid van het aantal adulten en eieren tijdens een karakteristiek garnalenjaar weergegeven. Het aantal adulten per visdag bereikt een minimale waarde rond maart en een maximum rond september-oktober. Het aantal rijpe eieren kent drie maxima: rond december en mei en een hoger omstreeks juli, maar vooral in het westelijke en zuidwestelijke gebied ontbreken de eerstgenoemde maxima in 4 van de 12 gevallen en is er alleen sprake van een minimum rond september-oktober. Het aantal niet-rijpe eieren loopt grotendeels parallel aan het aantal rijpe eieren en ook hier kunnen

duidelijke maxima ontbreken. In het noordelijke gebied in 1988 en in het westelijke gebied in 1986 werden afwijkende aantallen niet-rijpe eieren geteld: het juli-maximum was hier lager dan de andere twee maxima. De afwijking in het noorden is gerelateerd aan een voor die periode abnormaal groot aantal adulten. Tabel 1 laat zien hoe groot de maximale dichtheden van adulten en eieren waren en tevens in welke maand deze toppen vielen (zie bijlage II voor de complete dataset).

De tijdens dit onderzoek gevonden maximale waarden voor het aantal adulten en rijpe eieren per visdag komen overeen met die welke Boddeke (1982) voor de jaren 1977 tot 1980 vond. Ook hier zijn de absolute hoeveelheden en fluctuaties in het zuidwestelijke gebied kleiner dan in de noordelijkere. Voor de jaren 1977-1980 was een stijgende trend in het aantal adulten op te maken (Boddeke 1982, figuur 2); tijdens de jaren 1985-1990 lijkt het aantal adulten en eieren per jaar kleiner te worden. Dit geldt niet voor het zuidwestelijke gebied (tabel 1).

### 3.4 Mortaliteit in november-april en in mei-augustus

In figuur 5 is de som van het aantal rijpe eieren per visdag uitgezet tegen het totale aantal niet-rijpe eieren voor november-april en mei-augustus. De regressielijn door deze punten is een maat voor de gemiddelde mortaliteit in de vier gebieden gedurende de onderzochte perioden en jaren. Met behulp van een variantie-analyse is berekend dat de rechte door de punten van november-april significant lager ligt dan de rechte door de punten uit mei-augustus. Hieruit kan geconcludeerd worden dat de mortaliteit tijdens de eerstgenoemde periode groter is (tabel 2).

Duidelijke uitbijters, zowel ten opzichte van alle punten in november-april als ten opzichte van alleen de westelijke en noordelijke punten zijn respectievelijk noord 1988 en west 1986. Deze uitbijters moeten veroorzaakt zijn door de abnormaal hoge aantallen niet-rijpe eieren (tabel 1). Wanneer deze uitschieters worden weggelaten, wordt de correlatiecoëfficiënt groter ( $R^2 = 0.66$ ). Voor mei-augustus zijn geen duidelijke uitbijters aan te wijzen; dit blijkt tevens uit de hoge correlatiecoëfficiënt ( $R^2 = 0.77$ ). Absoluut gezien is het aantal garnalen dat tijdens beide perioden verdwijnt het kleinste in het zuidwestelijke gebied.

Boddeke *et al.* (1986) vonden dat vissoorten die geacht worden belangrijke predatoren te zijn rond september-oktober in aanzienlijke hoeveelheden voorkomen, terwijl de dichtheden in april-mei laag zijn. Daarom is geprobeerd de mortaliteiten van november-april te relateren aan dichtheden van twee predatoren, kabeljauw (*Gadus morhua*) en wijting (*Merlangius merlangus*). Er bestond in het verleden een relatie tussen jaarklassterkten van kabeljauw en de aanvoer van garnaal (Boddeke 1971, Becker ongepubliceerd); Redant (1978) beschrijft een lagere abundantie van adulte *C. crangon* dan normaal, als gevolg van een sterke immigratie van juveniele wijting. Uit analyse van de in het kader van het multispecies-onderzoek verzamelde maaginhouden (Daan 1989) blijkt dat zowel juveniele als adulte exemplaren van bovengenoemde predatoren prederen op *C. crangon*. Tevens blijkt dat ze zowel adulte *Crangon* ( $\geq 50$ mm) als jongere exemplaren eten (figuur 6). Aangezien de kabeljauw- en wijtingpopulatie voor het grootste deel uit juveniele exemplaren bestaat, is geprobeerd het gemiddelde aantal juveniele kabeljauw en wijting per trek per gebied in februari (Anon. 1985, 1987, 1988, 1989 en 1990a) te relateren aan de mortaliteit van *Crangon* gedurende november-april (tabel 3). Duidelijke verbanden tussen deze grootheden konden niet aangetoond worden.



### 3.5 Mortaliteit in november-april en het aantal adulten in september-oktober

Er is een relatie aangetoond tussen het aantal garnalen dat -uitgaande van de aanwezige predatoren- opgegeten wordt in jaar  $t$  en de aanvoer (in vangst per visdag) in jaar  $t+1$  (Tiews 1978). Door per gebied de mortaliteit (in procenten) in november-april te vemenigvuldigen met het totale aantal adulten dat tijdens die periode aanwezig was, en dit uit te zetten tegen het aantal adulten in september en oktober (figuur 7), is onderzocht of binnen een garnalenjaar mortaliteit op adulte, eierdragende *C. crangon* van invloed is op de dichtheid aan adulten 6 tot 11 maanden later. Uit de lage correlatiecoëfficiënten is te concluderen dat dit niet het geval is.

## 4 Discussie

### 4.1 De gebruikte methode

De eenheid waarin de onderzochte grootheden zijn uitgedrukt -vangst per visdag- is een eenheid waarvan niet duidelijk is wanneer zij geen zuivere schatter voor de dichtheid van *C. crangon* meer is. Zo is niet duidelijk wat het effect is van een verandering in de verdeling van de visserij-inspanning over het gebied. Visserijnieuws (Anon. 1990b) meldt dat in september van dat jaar "...omdat de vangsten om de noord zeer schraal zijn en ook de Zeeuwse zuidwesthoek te wensen over laat [...], er sprake is van een massale achtervolging in een relatief klein vangstgebied.". Evenzo is niet duidelijk wat het effect is van de voedselsituatie op de reproductieve cyclus van de wijfjes (Meixner 1969) en dus op het aantal eieren dat geproduceerd wordt. Ook is niet bekend of een langere ontwikkelingsduur daadwerkelijk resulteert in een hogere mortaliteit. Toch is de hier gebruikte methode nauwkeurig genoeg om een verschil in mortaliteit tussen twee op elkaar aansluitende perioden aan te geven. Bovendien blijkt uit een eerste analyse van dichtheden van *C. crangon*, verkregen tijdens de Demersal Young Fish Survey en de vangst per visdag (dit onderzoek), dat deze grootheden nog steeds nauw aan elkaar gecorreleerd zijn.

### 4.2 Karakter van de mortaliteit

De in figuur 5 gevonden hoge correlatiewaarden tussen het aantal rijpe en niet-rijpe eieren suggereren dat per periode een vast percentage van het aantal adulten sterft. Dit betekent dat bij een hogere dichtheid ook het absolute aantal garnalen dat verdwijnt toeneemt. Een dichtheidsafhankelijke predator-prooi relatie (Odum 1971) kan hier verondersteld worden: naarmate *C. crangon* in grotere aantallen voorkomt, wordt de plaats die hij inneemt op het menu van zijn predatoren belangrijker. Boddeke *et al.* (1986) concludeerden dat predatoren van *C. crangon* pas in aanzienlijke mate voorkomen in september-oktober. Rond april en mei zijn hun dichtheden laag. Het is dan ook waarschijnlijk dat de hogere mortaliteit van adulte garnalen in november-april veroorzaakt wordt door het rond die tijd grotere aantal predatoren. Van andere factoren die invloed zouden kunnen hebben op de mortaliteit is weinig bekend (bijvoorbeeld vervellingen, ziekten, vervuiling) (Redant 1980). Aangezien mortaliteit tijdens dit onderzoek is uitgedrukt in vangst per visserij-inspanning is het per definitie niet mogelijk mortaliteit en visserijsterfte met elkaar in verband te brengen.

### 4.3 Predatoren

Kabeljauw en wijting zijn zeker niet de enige mogelijke predatoren op adulte garnaal. Steenbolk (*Trisopterus luscus*) en schar (*Limanda limanda*) hebben volgens diverse bronnen ook garnaal op hun menu staan (Braber & de Groot 1973, Kühl 1973, Tiews 1978), maar gegevens over de lengte van de prooi zijn niet bekend.

Gezien de grote verschillen in ruimte en tijd van het aantal wijting en kabeljauw (zie bijvoorbeeld Heessen 1983 en 1986, Anon. 1990), is het niet verwonderlijk dat geen relatie kon worden aangetoond tussen deze predatoren en mortaliteit bij *C. crangon* (tabel 3). Door jaarklasse-indices van de predatoren te gebruiken, worden de verschillen per kwadrant uitgemiddeld. Uit figuur 8 blijkt dat er na 1985 geen sterke kabeljauwjaarclassen meer zijn geweest; de populatiegrootte van kabeljauw ligt al jaren onder het aanvaardbaar geachte minimum (Heessen 1990). Daarentegen is de gemiddelde jaarklassterkte van wijting na 1984 hoger dan die van vóór 1984. De plaats van juveniele kabeljauw in het Noordzee-oecosysteem lijkt te worden overgenomen door juveniele wijting en het is de vraag of een nog groter wordende wijtingpopulatie er zorg voor zal dragen dat de dalende trend in dichtheid van *Crangon crangon* (tabel 1) zich volgende jaren zal voortzetten en zichtbaar zal worden in een grotere mortaliteit van adulte exemplaren.

### 4.4 Populatie-dynamiek van adulte *C. crangon*

Het niet met elkaar in verband staan van de mortaliteit onder adulte garnalen in november-april en het aantal adulten in september-oktober; het niet kunnen aantonen van relaties tussen predatoren en mortaliteit van adulte *C. crangon*; de tijdens dit onderzoek gevonden mortaliteitswaarden van 50 tot 75% in vier à vijf maanden en tenslotte de sterke correlatie tussen het aantal rijpe eieren en het aantal adulten vier maanden later (Boddeke 1982) staaft de theorie van Redant (1980). Volgens deze theorie wordt de maandvangst aan garnalen vooral bepaald door de rekrutering tijdens die maand en niet door het aantal adulten dat aanwezig is. Mortaliteit tijdens het larvale en juveniele stadium bepaalt dus hoe groot de dichtheid aan garnalen wordt. Boddeke (1976) neemt aan dat de overlevingskansen van larvale *Crangon crangon* gerelateerd zijn aan de temperatuur: als gevolg van de lage wintertemperatuur duurt het langer voordat de eieren uitkomen en arriveren de larven later in de gebieden waar zij zullen opgroeien. De productie in deze gebieden staat dan al op een hoog peil, zodat de voedselsituatie (copepoden) beter- en dus de kans op overleving voor de larven groter is. Een andere mogelijkheid is dat de temperatuur invloed heeft op de verspreiding van predatoren op larvale en juveniele garnaal.

## 5 Conclusies

Afname van het aantal eieren van *C. crangon* als maat voor de mortaliteit onder adulte garnalen voldoet en resulteert in een mortaliteit van 75% voor de periode november-april en 50% voor mei-augustus. De hogere mortaliteit tijdens de eerste periode wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een groter aantal predatoren, maar dit is niet aan te tonen. De mortaliteit onder adulte *C. crangon* gedurende november-april heeft geen invloed op het aantal adulten in september-oktober, hetgeen de hypothese van Redant (1980) staaft. Volgens deze hypothese wordt de grootte van de garnalenpopulatie vooral bepaald door mortaliteit van *C. crangon* tijdens het larvale en juveniele stadium.

## 6 Literatuur

- Anon. 1985. Report on the International Young Fish Survey in the North Sea, Skagerrak and Kattegat in 1985. ICES C.M. 1985/H:73.
- \_\_\_\_\_. 1987. Report on the International Young Fish Survey in the North Sea, Skagerrak and Kattegat in 1986 and 1987. ICES C.M. 1987/H:3A.
- \_\_\_\_\_. 1988. Report on the International Young Fish Survey in the North Sea, Skagerrak and Kattegat in 1988. ICES C.M. 1988/H:8.
- \_\_\_\_\_. 1989. Report on the International Young Fish Survey in the North Sea, Skagerrak and Kattegat in 1989. ICES C.M. 1989/H:54.
- \_\_\_\_\_. 1990a. Report on the International Young Fish Survey in the North Sea, Skagerrak and Kattegat in 1989. ICES C.M. 1990/H:13.
- Anon. 1990b. Garnaal massaal achtervolgd. Vlootconcentratie voor Zuid- en Noord-hollandse kust. In: Visserijnieuws. Onafhankelijk weekblad voor de Nederlandse en Belgische visverwerkende industrie en vishandel, nr.38, september 1990.
- Blaxter, J.H.S. 1956. Herring Rearing-II. The effect of temperature and other factors on development. Mar. Res. Scot., 5: 1-19.
- Boddeke, R. 1966. Sexual cycle and growth of Brown Shrimp (*Crangon crangon*). ICES Shellfish Committee. C.M. 1966/M:6.
- \_\_\_\_\_. 1971. The influence of the strong 1969 and 1970 year-classes of cod on the stock of Brown Shrimp along the Netherlands coast in 1970 and 1971. ICES C.M. 1971/K:32.
- \_\_\_\_\_. 1975. The use of biological tags in shrimp research. ICES C.M. 1975/K:45.
- \_\_\_\_\_. 1976. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. Neth. J. Sea Res., 10(1): 103-130.
- \_\_\_\_\_. 1982. The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the pattern of recruitment. Neth. J. Sea Res., 16: 151-162.
- \_\_\_\_\_. 1989. Management of the brown shrimp (*Crangon crangon*) stock in Dutch coastal waters. In: J.F. Caddy (editor), "Marine invertebrate fisheries: their assessment and management". John Wiley & Sons, New York. 752 pp.
- Boddeke, R. & Becker, H.B. 1979. A quantitative study of the fluctuations of the stock of brown shrimp (*Crangon crangon*) along the coast of the Netherlands. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 175: 253-258.
- Boddeke, R., Driessen, G., Doesburg, W. & Ramaekers, G. 1986. Food availability and predator presence in a coastal nursery area of the brown shrimp (*Crangon crangon*). Ophelia, 26: 77-90.
- Boschieter, J.R. 1979. Onderzoek naar de copulatie bij de garnaal (*Crangon crangon*). RIVO, interne publ. ZE 79-02.
- Braber, L. & de Groot, S.J. 1973. The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the southern North Sea. Neth. J. Sea Res., 6(1-2): 163-172.
- Daan, N. (editor) 1989. Database report of the stomach sampling project 1981. ICES Coop. Res. Rep. no. 164.
- Havinga, B. 1930. Der Granat (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den holländischen Gewässern. J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 5: 57-87.
- Heessen, H.J.L. 1983. Distribution and abundance of young cod and whiting in the south-eastern North Sea in the period 1980-1982. ICES C.M. 1983/G:30.
- \_\_\_\_\_. 1986. Dutch Groundfish Survey: data on cod and whiting (1980-85). ICES C.M. 1986/G:90.
- \_\_\_\_\_. 1990. Vijfde slechte kabeljauw-jaarklas! In: Visserijnieuws. Onafhankelijk weekblad voor de Nederlandse en Belgische visverwerkende industrie en vishandel, nr.48, 30 november 1990.

- Kühl, H. 1973. Nahrungsuntersuchungen an einigen Gadiden im Elbe-Mündungsgebiet. Arch. FischWiss., 24(1-3): 141-149.
- Kuipers, B.R. en Dapper, R. 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 15(1): 33-53.
- Meixner, R. 1969. Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* (L.) bei Einzelaufzucht. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 20, H. 2, 93-111.
- Odum, E.P. 1971. Fundamentals of ecology. W.B. Saunders Company, Philadelphia. 574 pp.
- Redant, F. 1978. Konsumptie en productie van post-larvale *Crangon crangon* (L.) (Crustacea, Decapoda) in de Belgische kustwateren. Proefschrift (twee delen), Vrije Universiteit Brussel.
- 1980. Population dynamics of brown shrimps (*Crangon crangon*) in the Belgian coastal waters. 1. Consumption-production-model. ICES C.M. 1980/K:32.
- Tiews, K. 1978. The predator-prey relationship between fishpopulations and the stock of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) in German coastal waters. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 172: 250-258.
- Tiews, K. & Schumacher, A. 1982. Assessment of brown shrimp stocks (*Crangon crangon* L.) off the German coast for the period 1965-1978. Arch. FischWiss., 32(1/3): 1-11.

Tabel 1: Maximale dichtheid van *C. crangon* per maand per visdag en de maand waarin dat maximum valt

gebied	jaar	maximale dichtheid (maand)					
		adulten (x10 <sup>5</sup> )		niet-rijpe eieren (x10 <sup>8</sup> )		rijpe eieren (x10 <sup>8</sup> )	
noord	1985	5.9	(aug)	5.6	(jul)	4.9	(aug)
	1986	8.3	(sep)	4.6	(jul)	3.3	(jul)
	1987	7.3	(aug)	7.5	(apr)	2.4	(apr)
	1988	7.5	(jan)	6.3	(mrt)	1.3	(aug)
	1989	4.2	(sep)	1.6	(jul)	0.8	(jul)
	1990	3.0	(sep)	4.2	(apr)	2.1	(apr)
noordwest	1985	8.5	(aug)	6.4	(jun)	4.5	(aug)
	1986	5.8	(aug)	6.8	(jun)	4.1	(jul)
	1987	8.5	(sep)	6.7	(jul)	4.2	(jul)
	1988	5.9	(okt)	4.9	(apr)	2.4	(mei)
	1989	5.4	(sep)	2.7	(jan)	1.3	(aug)
	1990	3.4	(sep)	4.6	(mrt)	2.0	(apr)
west	1985	6.7	(okt)	4.8	(dec)	1.7	(mei)
	1986	4.6	(okt)	6.5	(jan)	2.0	(jul)
	1987	7.1	(okt)	4.6	(aug)	1.8	(apr)
	1988	4.3	(aug)	5.3	(aug)	2.0	(jun)
	1989	2.9	(sep)	2.7	(aug)	1.0	(jun)
	1990	3.3	(aug)	4.5	(aug)	2.2	(aug)
zuidwest	1985	2.7	(aug)	2.9	(jul)	1.5	(aug)
	1986	3.1	(aug)	3.8	(aug)	1.6	(aug)
	1987	2.6	(jul)	3.7	(jul)	2.7	(jul)
	1988	2.3	(sep)	2.7	(jun)	1.0	(jun)
	1989	4.4	(sep)	5.9	(aug)	1.7	(aug)
	1990	3.1	(aug)	4.2	(aug)	1.6	(aug)

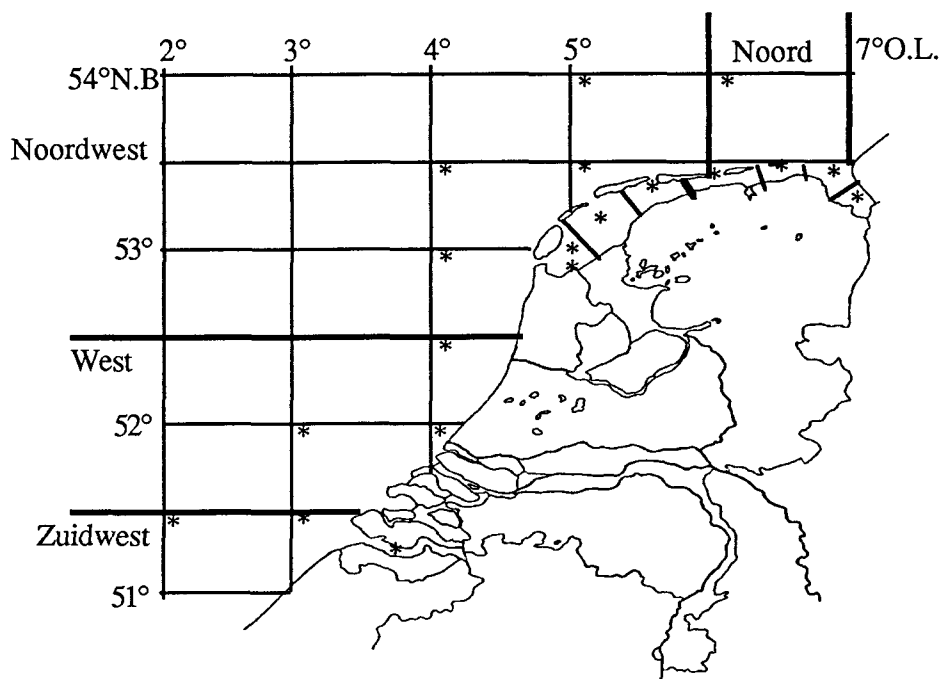
Tabel 2: Resultaten van de variantie-analyse over het aantal eieren per periode volgens het model:  $\log(\Sigma \text{gemiddeld aantal rijpe eieren}) = \log(\Sigma \text{gemiddeld aantal niet-rijpe eieren}) + \text{periode}$

	SS	df	MS	F	P
niet-rijp	9.148	1	9.148	72.5	**
periode	8.579	1	8.579	68	**
error	5.553	44	0.1262		
totaal	21.76	46			

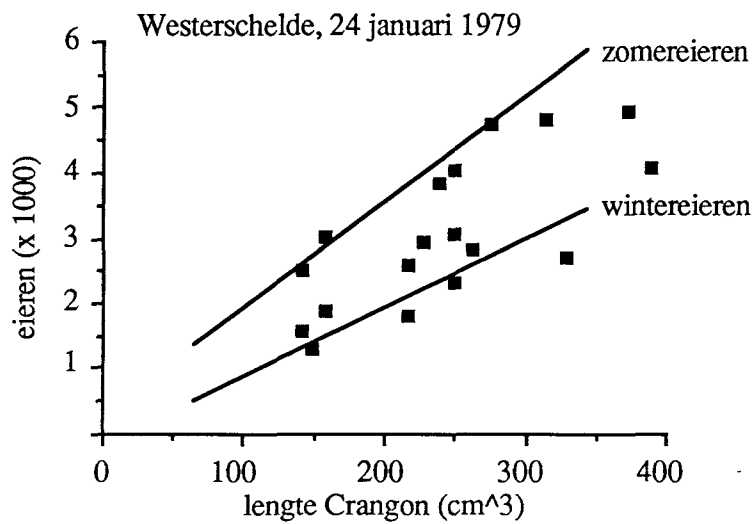
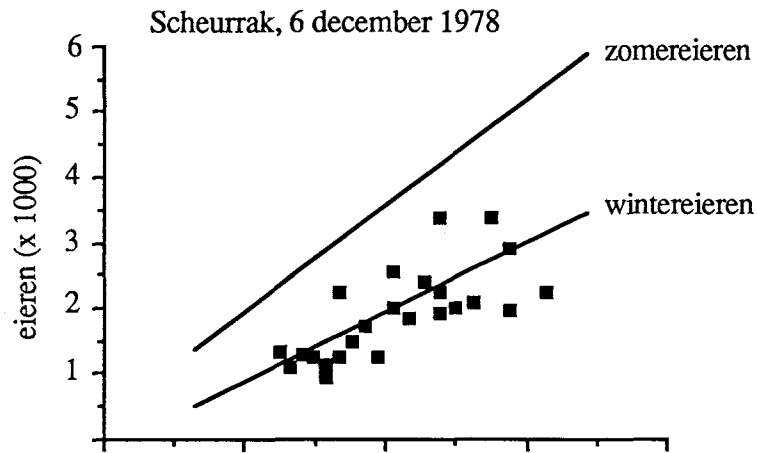
\*\* P < 0.01

Tabel 3: Totale aantal 1- en 2-jarige kabeljauw en wijting per uur per trek in februari (Anon. 1985, 1987, 1988, 1989, 1990a) en mortaliteit van *C. crangon* gedurende november-april, in procenten en in absolute hoeveelheden.

gebied	jaar	kabeljauw + en wijting	mortaliteit in procenten	mortaliteit absol. ( $\times 10^8$ )	correlatiecoëfficiënt en significan- tie van het lineaire model tussen predatoren en mortaliteit	
noordelijk	1985	93	77	3.54	R <sup>2</sup> =0.30 n.s.	R <sup>2</sup> =0.08 n.s.
	1986	130	70	7.78		
	1987	100	78	11.8		
	1988	98	92	25.5		
	1989	34	95	7.86		
	1990	471	79	8.60		
noordwestelijk	1985	360	85	7.22	R <sup>2</sup> =0.02 n.s.	R <sup>2</sup> =0.12 n.s.
	1986	58	85	16.1		
	1987	261	74	13.2		
	1988	721	84	20.1		
	1989	18	83	10.7		
	1990	184	82	14.9		
westelijk	1985	7	83	12.8	R <sup>2</sup> =0.40 n.s.	R <sup>2</sup> =0.28 n.s.
	1986	44	89	23.8		
	1987	94	74	11.9		
	1988	184	72	14.8		
	1989	179	74	7.64		
	1990	54	72	11.0		
zuidwestelijk	1985	281	89	7.19	R <sup>2</sup> =0.01 n.s.	R <sup>2</sup> =0.40 n.s.
	1986	511	82	7.55		
	1987	2559	88	5.74		
	1988	288	93	7.11		
	1989	178	87	8.30		
	1990	80	84	9.37		



Figuur 1: Het noordelijke, noordwestelijke, westelijke en zuidwestelijke gebied langs de Nederlandse kust. Aanvoer en marktmonsteringen zijn voornamelijk afkomstig uit de met "\*" aangegeven kwadranten



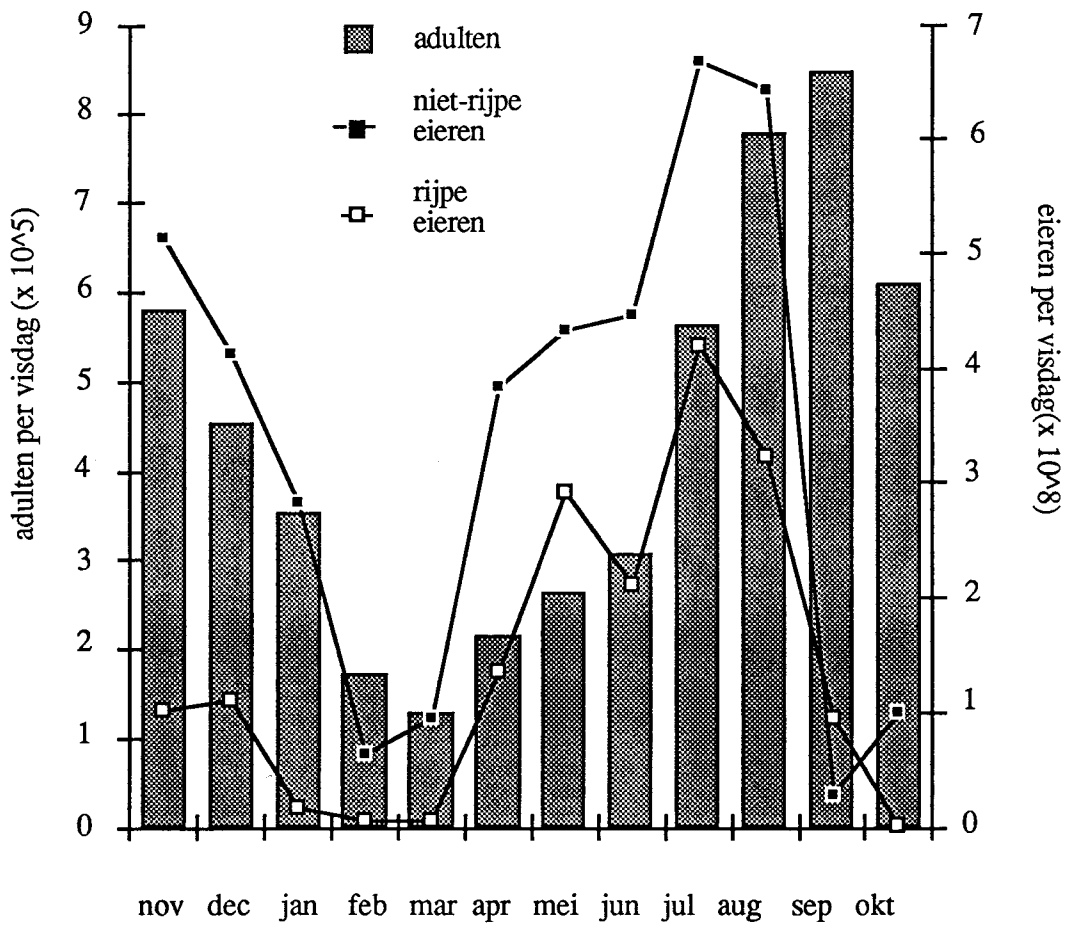
Figuur 2a (boven) en 2b (onder): Aantal niet-rijpe eieren per lengte van Crangon (■). Lijnen zijn regressies op het aantal rijpe eieren per lengte, zoals berekend door Boddeke (1982)



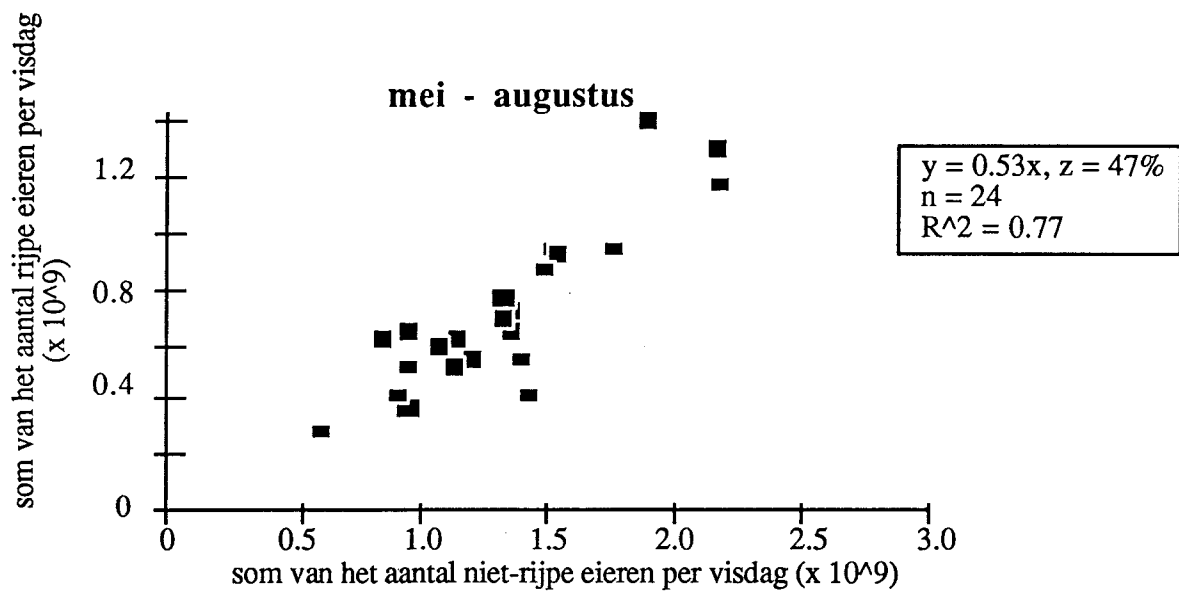
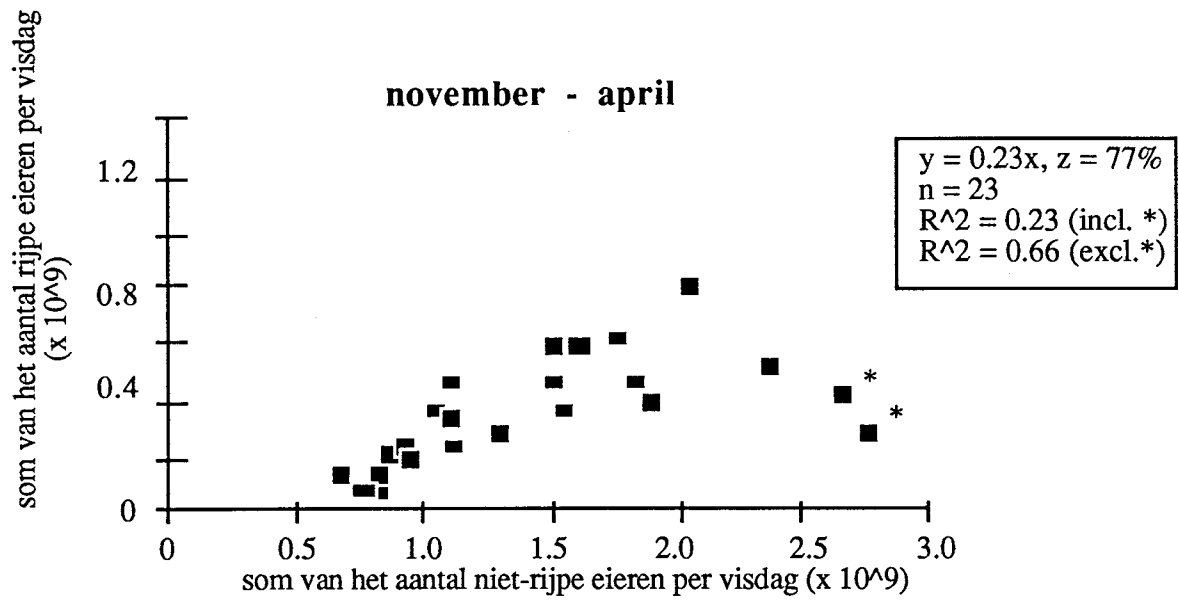
nov	dec	jan	feb	mrt	apr	mei	jun	jul	aug	sep	okt
w			w								
	w			w							
		w/z			w/z						
			z			z					
				z			z				
					z			z			
						z			z		
							z			z	
								z			z
									z		
										z	
											z
-o/n											
										o/n	o/n
											o/n

niet rijp ei — rijp ei

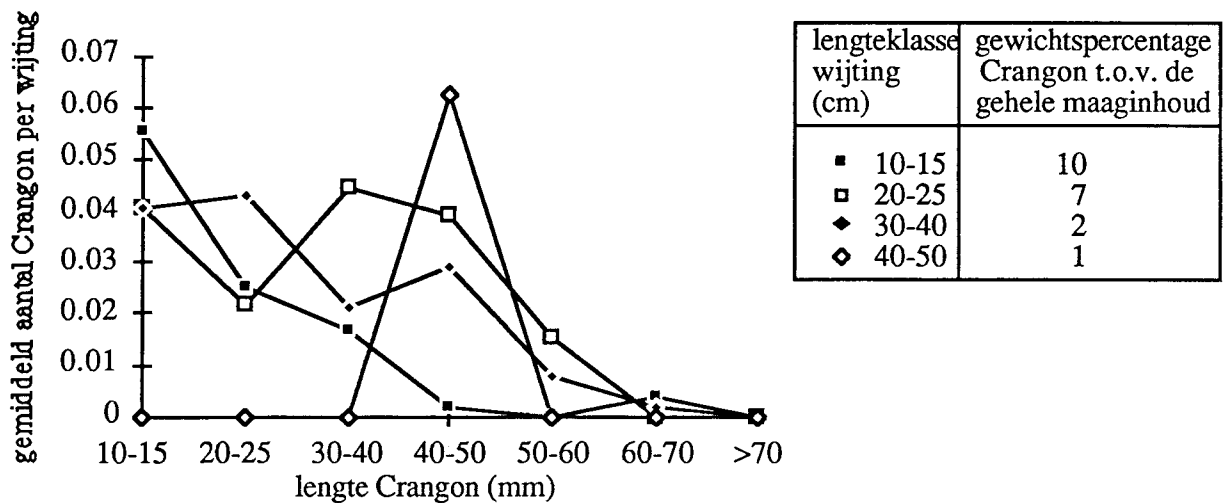
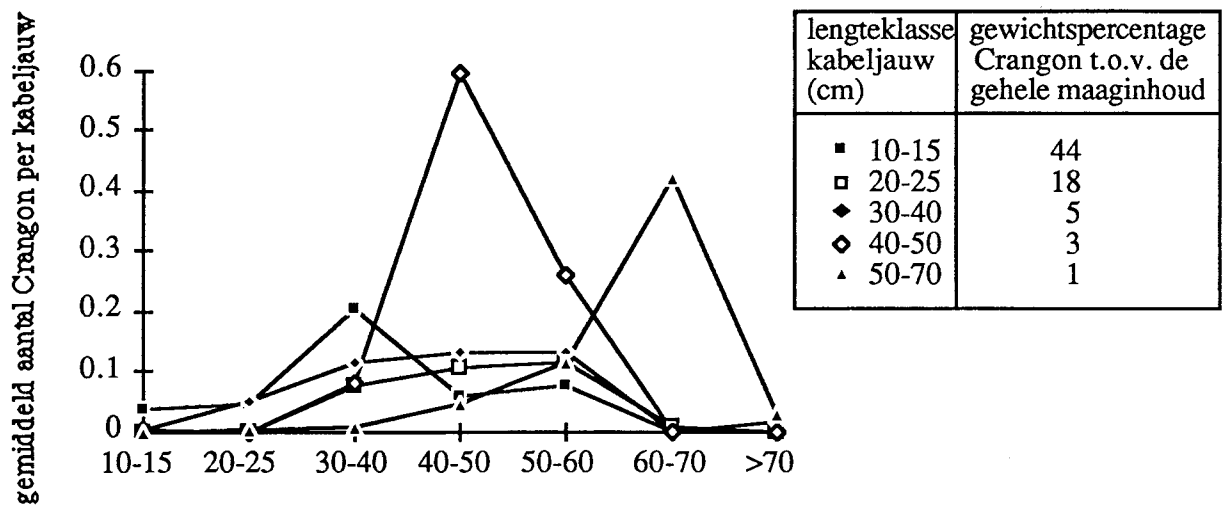
Figuur 3: Incubatietijd van Crangon-eieren. w: winterei; z: zomerei; o/n: zomereieren in kleinere hoeveelheden dan tijdens feb-sept.



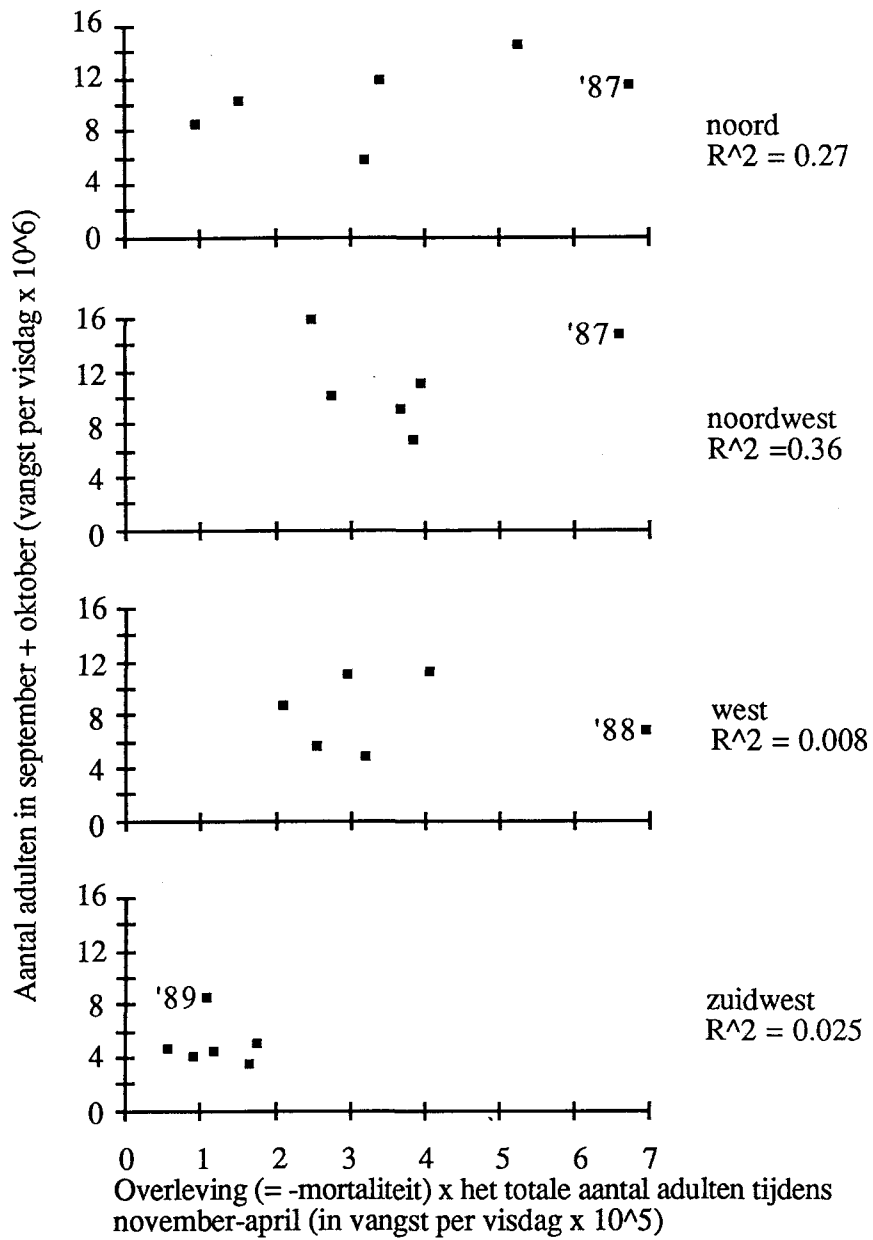
Figuur 4: Dichtheden in het noordelijke gebied gedurende het garmalenjaar 1987



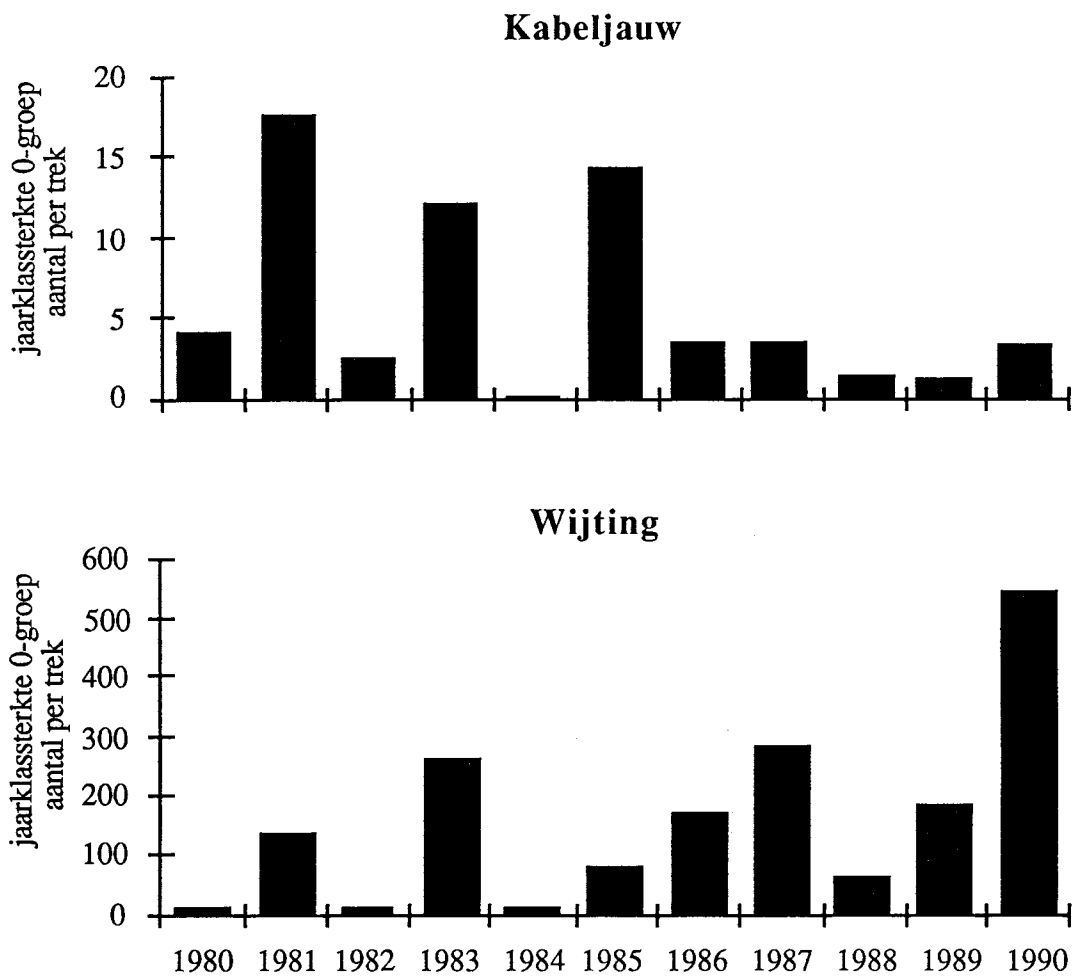
Figuur 5: Een maat voor de mortaliteit van adulte garnalen tijdens twee perioden. Bij een mortaliteit van 0% zou het aantal rijpe eieren even groot zijn als het aantal niet-rijpe



Figuur 6: Verband tussen de lengte van de predator (boven: kabeljauw; onder: wijting) en de lengte van de prooi (C. crangon). Tevens is aangegeven het gewichtspercentage dat C. crangon ten opzichte van de gehele maaginhoud uitmaakt. Kabeljauw afkomstig uit rondvisgebied 6, 1e en 3e kwartaal 1981; wijting uit rondvisgebied 6, 1e en 3e kwartaal 1985, 1986, 1987. Bron: Daan 1989

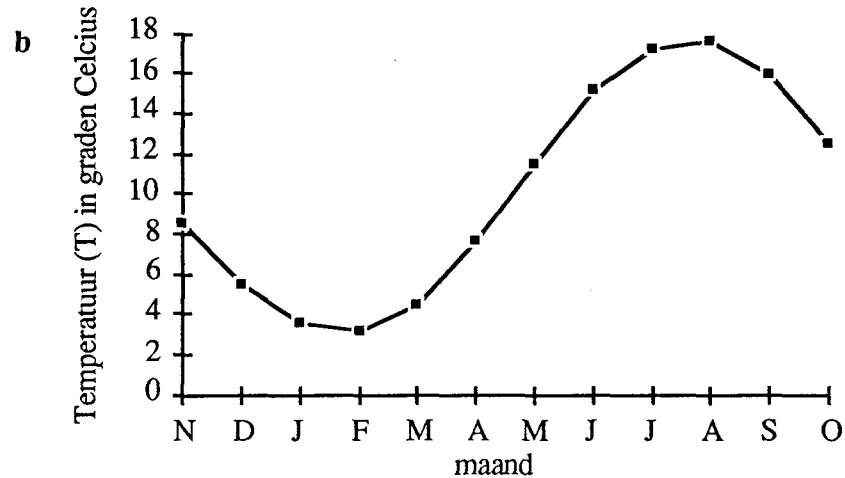
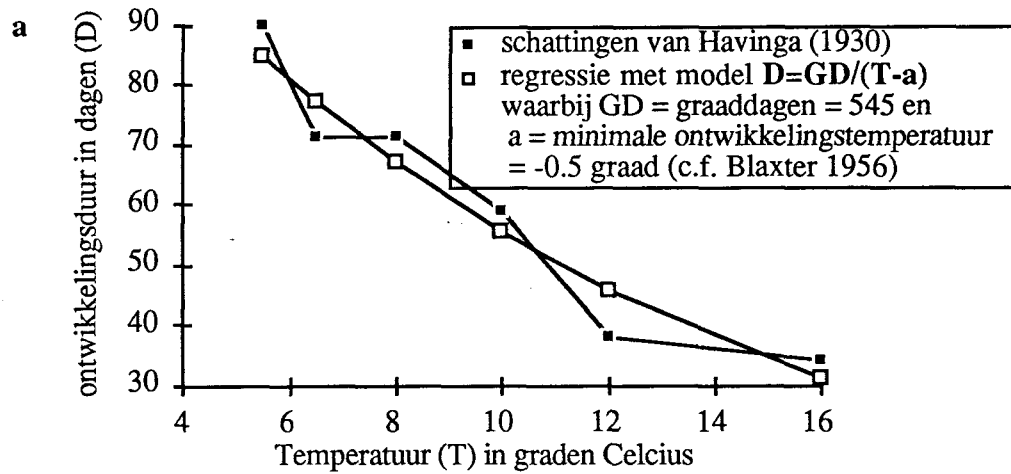


Figuur 7: Relatie tussen de overleving van adulte *C. crangon* tijdens november-april en de dichtheid in september-oktober voor de jaren '85 tot en met '90. Van afwijkende waarden is het jaartal weergegeven



Figuur 8: Jaarklassterkte kabeljauw en wijting . Bron: H. Heessen, RIVO

- Bijlage I a: berekening van het aantal graaddagen;  
 b: gemiddelde oppervlaktewatertemperatuur Den Helder (1861-1980);  
 c: procedure voor het berekenen van de ontwikkelingsduur vanaf een bepaalde maand



- c
- Berekening ontwikkelingsduur per maand:  
 Voor ieder derde gedeelte van een maand wordt het aantal graaddagen berekend door de (geïntrapoleerde) oppervlaktetemperatuur minus 0.5 te vermenigvuldigen met 10 dagen; is de uitkomst kleiner dan 545, dan wordt de procedure herhaald met de volgende maanddeel, net zolang tot het totale aantal graaddagen groter is dan 545.

## Bijlage II

Noordelijk gebied, gemiddeld aantal adulten ( $\times 10^5$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gatalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	2.80	3.25	5.82	2.98	5.35	4.04
D	-	3.21	5.78	8.72	3.46	1.51
J	-	2.08	3.42	7.45	1.57	1.94
F	-	0.94	1.07	6.19	1.18	1.34
M	-	1.42	2.87	4.92	1.10	0.74
A	2.18	1.90	4.68	2.73	1.03	1.95
M	2.11	2.37	3.15	2.61	1.03	1.83
J	2.06	3.86	3.49	3.12	1.77	1.42
J	5.52	4.29	3.83	2.79	1.44	1.33
A	5.91	6.23	7.32	3.72	3.15	2.18
S	5.38	8.30	6.78	5.00	4.24	3.02
O	4.84	6.05	4.60	6.71	4.14	2.69

Noordwestelijk gebied, gemiddeld aantal adulten ( $\times 10^5$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gatalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	2.74	6.36	5.79	4.50	3.40	4.49
D	3.01	4.10	4.52	4.92	2.47	3.07
J	2.61	2.98	3.53	2.95	2.10	2.47
F	1.70	1.85	1.71	1.83	1.65	1.61
M	0.80	0.95	1.28	2.05	1.52	2.39
A	1.32	2.17	2.15	2.47	1.43	1.74
M	1.06	2.96	2.64	2.63	1.54	1.85
J	4.24	4.43	3.08	2.78	1.95	1.54
J	4.69	5.37	5.63	3.23	2.33	2.30
A	8.47	5.81	7.78	4.22	3.27	2.80
S	8.04	4.39	8.48	4.95	5.38	3.44
O	7.62	4.63	6.07	5.92	4.55	2.98

Westelijk gebied, gemiddeld aantal adulten ( $\times 10^5$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gatalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	3.74	3.63	3.27	7.68	1.89	2.43
D	3.75	2.22	2.10	3.18	1.36	1.42
J	2.37	2.64	1.96	2.61	1.28	1.21
F	0.99	2.32	1.01	1.26	0.85	1.45
M	0.81	1.56	1.37	1.70	1.12	0.84
A	1.23	1.86	2.39	1.93	0.57	1.07
M	1.76	2.03	1.54	1.86	1.41	1.61
J	1.79	1.62	1.68	2.33	1.91	1.80
J	2.16	1.62	1.63	3.33	2.07	1.24
A	1.82	2.27	3.03	4.33	2.23	3.26
S	4.27	4.04	4.01	3.84	2.91	2.82
O	6.72	4.62	11.45	2.80	2.67	1.85

Zuidwestelijk gebied, gemiddeld aantal adulten ( $\times 10^5$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gatalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	2.33	1.38	2.03	2.06	1.64	2.40
D	1.54	1.43	1.73	0.98	1.51	1.62
J	0.76	1.75	1.43	0.80	0.99	1.34
F	0.42	0.72	0.61	0.73	0.72	1.20
M	0.48	1.18	0.70	0.67	0.70	0.91
A	0.70	1.22	0.87	0.75	0.80	0.71
M	1.04	1.02	0.87	0.89	0.78	0.67
J	1.28	1.32	1.56	1.52	1.08	0.56
J	2.19	2.19	2.55	1.46	1.80	1.07
A	2.67	3.05	2.30	1.86	4.22	3.06
S	2.24	2.75	2.10	2.32	4.36	1.89
O	1.81	2.21	2.28	2.19	4.16	1.45



**Bijlage II (vervolg)**

Noordelijk gebied, gemiddeld aantal rijpe eieren ( $\times 10^7$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	0.00	2.02	2.75	1.58	0.07	1.28
D	-	1.69	1.69	0.00	0.03	0.32
J	-	1.20	1.15	1.36	0.00	0.00
F	-	0.71	0.62	2.72	0.21	0.93
M	-	8.42	12.18	4.08	1.33	1.86
A	5.76	16.13	23.73	10.34	2.45	21.26
M	15.62	23.84	6.77	13.10	2.84	16.10
J	8.59	16.95	9.09	7.90	8.06	13.02
J	7.39	32.98	11.40	8.10	8.11	14.11
A	41.88	9.90	0.61	13.15	6.47	10.47
S	21.12	5.95	18.05	0.54	2.99	6.83
O	0.35	5.34	0.51	0.00	2.13	0.00

Noordwestelijk gebied, gemiddeld aantal rijpe eieren ( $\times 10^7$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	0.00	3.65	10.24	2.13	0.98	1.15
D	2.61	1.84	11.09	2.15	0.59	1.15
J	1.34	1.91	1.79	7.34	2.04	1.75
F	0.98	1.98	0.65	2.81	2.85	5.03
M	0.63	0.71	0.67	5.25	3.53	5.43
A	6.90	8.14	13.48	12.44	9.46	20.07
M	8.33	27.40	29.28	23.63	12.83	18.26
J	27.95	25.74	21.09	21.59	12.17	11.95
J	33.34	40.75	41.94	19.95	12.72	15.09
A	45.23	27.88	32.34	22.41	13.10	13.66
S	23.10	3.53	9.60	10.02	10.50	9.24
O	0.96	2.51	0.10	0.00	0.27	0.06

Westelijk gebied, gemiddeld aantal rijpe eieren ( $\times 10^7$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	1.16	1.90	5.14	5.75	2.11	2.31
D	7.36	3.01	8.08	5.36	4.57	3.14
J	4.05	3.73	7.96	15.36	5.90	5.54
F	0.75	4.50	1.53	8.71	3.78	11.07
M	0.48	2.12	3.75	6.51	5.30	6.50
A	6.51	11.73	17.66	16.39	3.18	12.14
M	18.07	16.95	13.86	18.08	6.05	15.42
J	14.12	13.21	17.34	19.46	10.03	9.30
J	6.57	19.74	6.91	19.11	9.35	13.23
A	12.66	15.44	12.18	18.77	8.66	21.84
S	6.33	10.59	10.45	18.56	3.34	8.07
O	0.00	0.36	6.48	0.31	2.83	1.58

Zuidwestelijk gebied, gemiddeld aantal rijpe eieren ( $\times 10^7$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamalenjaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	0.00	0.69	0.67	0.70	0.76	0.61
D	1.03	2.08	0.81	0.09	2.31	1.27
J	2.06	3.41	0.95	0.63	1.39	1.79
F	0.66	1.07	0.39	0.61	0.87	2.96
M	0.53	1.63	0.42	0.58	2.57	3.16
A	2.48	5.57	3.08	2.40	3.47	7.49
M	6.14	9.01	6.33	3.51	4.98	7.08
J	9.92	10.93	9.22	10.39	6.68	4.75
J	11.20	13.53	26.67	7.79	10.78	6.50
A	15.42	16.13	13.90	8.24	16.60	16.44
S	10.51	12.12	2.86	6.41	11.54	5.79
O	5.60	0.30	1.02	0.23	1.00	0.78

## Bijlage II (vervolg)

Noordelijk gebied, gemiddeld aantal niet-rijpe eieren ( $\times 10^8$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamaaljaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	1.33	2.24	1.56	2.00	1.40	1.03
D	-	1.45	1.53	5.03	1.30	1.57
J	-	1.38	1.24	5.45	1.20	1.05
F	-	1.31	0.94	5.86	1.63	1.40
M	-	1.93	4.23	6.28	1.54	1.76
A	2.81	2.55	7.51	2.19	1.46	4.20
M	3.74	3.18	3.92	3.91	0.97	3.99
J	3.89	4.47	3.66	2.59	1.47	2.38
J	5.63	4.64	3.41	2.95	1.63	1.64
A	2.64	2.73	0.92	5.51	1.51	1.08
S	1.92	0.93	0.80	0.11	0.18	0.53
O	1.21	4.43	1.28	0.64	0.60	0.06

Noordwestelijk gebied, gemiddeld aantal niet-rijpe eieren ( $\times 10^8$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamaaljaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	1.41	3.77	5.13	4.55	1.95	2.56
D	2.05	3.44	4.14	3.91	1.39	1.56
J	1.11	3.18	2.83	4.88	2.72	2.88
F	1.01	2.92	0.65	2.61	2.30	3.21
M	0.92	1.23	0.94	3.51	2.19	4.59
A	2.17	4.13	3.85	4.86	2.52	3.46
M	1.89	4.51	4.33	3.96	2.04	3.52
J	6.43	6.88	4.46	4.00	2.16	2.51
J	5.48	6.46	6.68	3.44	2.04	3.31
A	4.83	3.94	6.44	3.13	2.08	4.05
S	3.16	0.41	0.28	0.60	0.67	0.74
O	1.49	2.63	1.00	0.73	0.57	0.15

Westelijk gebied, gemiddeld aantal niet-rijpe eieren ( $\times 10^8$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamaaljaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	2.57	3.12	2.49	3.44	1.82	1.40
D	4.79	2.46	2.24	3.17	1.70	2.28
J	2.99	6.48	4.07	4.09	2.37	2.52
F	1.19	5.77	1.91	2.21	1.24	3.55
M	1.14	4.45	2.19	3.52	1.38	2.37
A	2.09	4.55	3.91	4.81	0.98	2.64
M	3.24	4.36	2.61	3.72	2.52	3.66
J	3.29	3.24	2.67	3.64	2.26	2.67
J	3.28	2.39	2.68	4.45	2.49	2.71
A	2.56	3.09	4.62	5.25	2.72	4.47
S	1.79	1.55	2.64	0.95	0.30	0.50
O	1.02	0.51	3.59	0.82	0.85	0.20

Zuidwestelijk gebied, gemiddeld aantal niet-rijpe eieren ( $\times 10^8$ ) per gecorrigeerde visdag

maand	gamaaljaar					
	1985	1986	1987	1988	1989	1990
N	1.56	0.81	1.89	1.29	1.54	1.12
D	1.65	0.99	1.24	1.15	1.29	1.35
J	1.75	2.18	0.59	0.79	1.98	1.89
F	0.74	1.60	0.56	1.16	1.80	2.79
M	0.77	1.59	0.61	1.53	1.20	2.17
A	1.54	2.17	1.81	1.89	1.68	1.91
M	1.63	1.82	1.46	1.61	1.72	1.59
J	1.97	2.28	2.36	2.73	1.73	1.52
J	2.87	3.05	3.70	2.33	2.04	1.64
A	2.80	3.82	3.08	2.56	5.87	4.19
S	2.14	1.07	0.45	0.35	1.31	0.68
O	1.48	0.59	0.05	0.15	0.14	0.31